

## 中国悬钩子属花粉形态观察

李维林<sup>1</sup> 贺善安<sup>1</sup> 顾嫻<sup>1</sup> 舒璞<sup>1</sup> 濮祖茂<sup>2</sup>

<sup>1</sup>(江苏省中国科学院植物研究所 南京 210014) <sup>2</sup>(中国药科大学 南京 210009)

### Pollen morphology of the genus *Rubus* from China

<sup>1</sup>LI Wei-Lin <sup>1</sup>HE Shan-An <sup>1</sup>GU Yin <sup>1</sup>SHU Pu <sup>2</sup>PU Zu-Mao

<sup>1</sup>(Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014)

<sup>2</sup>(China Pharmaceutical University, Nanjing 210009)

**Abstract** Pollen morphology of 103 species belonging to twenty-three subsections of seven sections of *Rubus* L. was examined with SEM. The pollen grains are usually 3-colporate, spheroidal, subspheroidal, prolate and perprolate, though occasionally rhombic and hexagonal,  $16.0 \sim 38.0 \mu\text{m} \times 12.0 \sim 30.0 \mu\text{m}$  in size. The exine ornamentation can be divided into rugulate, striate, cerebroid and perforate-reticulate types, which include 11 subtypes: rugulate-subpsilate, rugulate-striate, rugulate-perforate, striate, striate-perforate, striate-reticulate, cerebroid, cerebroid-perforate, perforate, perforate-reticulate and reticulate. The pollen morphology is of some significance for a better classification of the genus *Rubus*, but seems to be of little help for a better understanding of the phylogeny of the genus.

**Key words** *Rubus* L.; Pollen morphology; Systematics

**摘要** 通过扫描电镜观察了中国悬钩子属 7 组 23 亚组共 103 个种的花粉形态。本属花粉为圆球形、近球形、长球形和超长球形,少数为菱形和六边形,具三孔沟,大小多为  $16.0 \sim 38.0 \mu\text{m} \times 12.0 \sim 30.0 \mu\text{m}$ ,外壁纹饰可分为皱波型、条纹型、脑纹型和穿孔网型等类型,进而可分为皱波-近光滑状、皱波-条纹状、皱波-穿孔状、条纹状、条纹-穿孔状、条纹-网状、脑纹状、脑纹-穿孔状、穿孔状、穿孔-网状及网状等 11 个亚型。分析结果认为,悬钩子属的花粉形态特征对该属种的区分有一定的参考价值,但要合理地阐释其系统发育意义,仍需积累更多的信息。

**关键词** 悬钩子属;花粉形态;系统学

悬钩子属花粉形态的研究,国内外已有一些报道(陈少凤等,1996;王伏雄等,1995;张金谈等,1990;中国科学院植物研究所形态室孢粉组,1960;Erdtman,1952)。但总的来看,大多数报道仅仅是局限于个别种的研究,且多为光学显微镜观察结果,对整个属应用扫描电镜的全面研究尚未见到。本研究选取分布于中国的悬钩子属植物的 104 个种,运用扫描电镜对其花粉外壁纹饰结构进行了观察和分析,以期为该属植物的系统学研究积累证据。

## 1 材料和方法

花粉材料全部来自于中国科学院植物研究所标本馆(PE)、中国科学院昆明植物研究所标本馆(KUN)、中国科学院成都生物研究所标本馆(CDBI)、陕西省中国科学院西北植物

研究所标本馆(WUK)、江苏省中国科学院植物研究所标本馆(NAS)和四川大学标本馆(SE)的腊叶标本。采样时统一选含苞待放的花蕾,以确保花粉成熟度一致。供扫描电镜观察的花粉直接散布在贴有透明双面胶纸的样品台上,经真空喷金镀膜后,在日本明石SX-40扫描电镜上观察并照相。花粉大小为所观察花粉粒(10~20粒)的平均值。

## 2 观察结果

### 2.1 悬钩子属花粉的一般形态特征

悬钩子属花粉一般为圆球形、近球形、长球形或超长球形;赤道面观一般为圆形、近圆形、椭圆形或长椭圆形,偶见菱形和六边形;极面观多为三裂圆形,少数为钝三角形、椭圆形和圆形。花粉大小为中等偏小,一般极轴长 $16.8 \sim 38.0 \mu\text{m}$ ,个别种长达 $40.7 \mu\text{m}$ (寒莓 *Rubus buergeri*),个别种短至 $13.9 \mu\text{m}$ (光果悬钩子 *R. glabricarpus* 和少齿悬钩子 *R. paucidentatus*);赤道轴相对较短,一般 $12.0 \sim 30.0 \mu\text{m}$ ,最小为 $9.0 \mu\text{m}$ (库页悬钩子 *R. sachalinensis*),最大为 $34.0 \mu\text{m}$ (寒莓 *R. buergeri*)。观察的所有花粉均具三孔沟,沟宽或窄、深或浅,一般长达两极,少数种的萌发沟几乎短缩为孔状(宜昌悬钩子 *R. ichangensis*);沟膜上有时具瘤状突起;内孔多数不明显,有时突出沟外。扫描电镜下的花粉外壁纹饰为皱波近光滑状、条纹状、脑纹状、穿孔状、条纹穿孔状、脑纹穿孔状、网状或条纹网状等。

本属花粉的形状为圆球形至超长球形( $P/E = 1.0 \sim 2.45$ )。常绿莓组(仅 *R. lucens* 一种)为长球形( $P/E = 1.40$ );悬钩子组(仅 *R. caecius* 一种)为超长球形( $P/E = 2.22$ ),矮生莓组为圆球形至近长球形( $P/E = 1.0 \sim 1.34$ ),匍匐莓组主要为长球形( $P/E = 1.16 \sim 1.55$ ),其它3组均包含了从圆球形( $P/E = 1.0$ )至超长球形( $P/E > 2.0$ )的各种类型。

### 2.3 悬钩子属花粉的大小

本属各组花粉的大小主要分布在以下范围:空心莓组 $16 \sim 23 \mu\text{m} \times 12 \sim 18 \mu\text{m}$ ,常绿莓组 $17.3 \mu\text{m} \times 13.9 \mu\text{m}$ ,悬钩子组 $38.0 \mu\text{m} \times 17.1 \mu\text{m}$ ,木莓组 $23 \sim 30 \mu\text{m} \times 17 \sim 25 \mu\text{m}$ ,刺毛莓组 $25 \sim 33 \mu\text{m} \times 19 \sim 28 \mu\text{m}$ ,矮生莓组 $22 \sim 28 \mu\text{m} \times 21 \sim 22 \mu\text{m}$ ,匍匐莓组除矮生悬钩子 *R. clivicola* 为 $35.2 \mu\text{m} \times 22.0 \mu\text{m}$ 较大外,其余为 $19.5 \sim 19.7 \mu\text{m} \times 14 \sim 17 \mu\text{m}$ 。

### 2.4 悬钩子属花粉的外壁纹饰

根据扫描电镜观察的结果,可把悬钩子属花粉依外壁纹饰分为以下几类。

#### 2.4.1 皱波型(rugulate)

外壁具皱波状纹饰。此类型又可分为以下3个亚型。

(A)皱波-近光滑状(rugulate-subpsilate):外壁呈不显著的皱波状,趋于光滑。该类型包括白叶莓 *R. innominatus*,黄果悬钩子 *R. xanthocarpus*,光滑悬钩子 *R. tsangii*,黄穗悬钩子 *R. chrysobotrys*,台湾悬钩子 *R. formosensis*,锈毛莓 *R. reflexus*,大花悬钩子 *R. wardii*,蒲桃叶悬钩子 *R. jambosoides*。

(B)皱波-穿孔状(rugulate-perforate):外壁皱波状,具稀疏小穿孔。包括拟复盆子 *R. idaeopsis*,橘红悬钩子 *R. aurantiacus*,喜阴悬钩子 *R. mesogaeus*,秀丽莓 *R. amabilis*,单茎悬钩子 *R. simplex*,白花悬钩子 *R. leucanthus*,独龙悬钩子 *R. taronensis*,楸叶悬钩子 *R. mallotifolius*,奕武悬钩子 *R. yiwuanus*,太平莓 *R. pacificus*,大苞悬钩子 *R. wangii*,鸡爪茶 *R. henryi*。

(C)皱波-条状(rugulate-striate):外壁皱波状,具不显著的条纹。包括藏南悬钩子 *R. austro-tibetanus*, 库页悬钩子 *R. sachalinensis*, 黄色悬钩子 *R. lutescens*, 琴叶悬钩子 *R. panduratus*, 河口悬钩子 *R. panduliflorus*, 北悬钩子 *R. arcticus*。

#### 2.4.2 条纹型(striate)

外壁纹饰以条纹为主。又可分为以下3个亚型。

(D)条状(striate):外壁纹饰为条状。包括紫色悬钩子 *R. irritans*, 牯岭悬钩子 *R. kulinganus*, 直立悬钩子 *R. stans*, 红腺悬钩子 *R. sumatranus*, 长果悬钩子 *R. dolichocephalus*, 大红泡 *R. eustephanus*, 蓬莪 *R. hirsutus*, 草果山悬钩子 *R. zhaogoshanensis*, 盾叶莓 *R. peltatus*, 掌叶复盆子 *R. chingii*, 西南悬钩子 *R. assamensis*, 毛莓 *R. chroosepalus*, 金佛山悬钩子 *R. jinshoshanensis*, 绿春悬钩子 *R. lüchunensis*, 其中绿春悬钩子为刀片样短条状。

(E)条纹-穿孔状(striate-perforate):外壁纹饰以条纹为主,在条纹间有或多或少、或大或小的穿孔。包括红泡刺藤 *R. niveus*, 紫红悬钩子 *R. subinopertus*, 柱序悬钩子 *R. subcoreanus*, 薄瓣悬钩子 *R. ptiopetalus*, 三叶悬钩子 *R. delavayi*, 光亮悬钩子 *R. lucens*, 高粱泡 *R. lambertianus*, 耳叶悬钩子 *R. latoauriculatus*, 网纹悬钩子 *R. cinclidodictyus*, 黄脉莓 *R. xanthoneurus*, 灰白毛莓 *R. tephrodes*, 猬莓 *R. echinoides*, 尾叶悬钩子 *R. caudifolius*, 早花悬钩子 *R. preptanthus*, 刺毛悬钩子 *R. multisetosus*, 齿萼悬钩子 *R. calycinus*, 梳齿悬钩子 *R. pectinarius*, 石生悬钩子 *R. saxatilis*。

(F)条纹-网状(striate-reticulate):外壁纹饰以条纹为主,条纹间的穿孔多且密,构成网状。包括复盆子 *R. idaeus*, 茅莓 *R. parvifolius*, 密刺悬钩子 *R. subtibetanus*, 空心泡 *R. rosaefolius*, 欧洲木莓 *R. caesius*, 光叶悬钩子 *R. acuminatus*, 云南悬钩子 *R. yunnanicus*, 攀枝莓 *R. flagelliflorus*, 黄泡 *R. pectinellus*, 其中黄泡的条纹为较规则的刀片状粗条纹。

#### 2.4.3 脑纹型(cerebroid)

外壁具脑纹状纹饰。又可分为以下2个亚型。

(G)脑纹状(cerebroid):外壁纹饰为或粗或细的脑纹状,包括红花悬钩子 *R. inopertus*, 小柱悬钩子 *R. columellaris*, 少齿悬钩子 *R. paucidentatus* 和棠叶悬钩子 *R. malifolius*。

(H)脑纹-穿孔状(cerebroid-perforate):外壁纹饰以脑纹为主,脑纹间具或多或少、或粗或细的小穿孔。包括细瘦悬钩子 *R. macilentus*, 绵果悬钩子 *R. lasiostylus*, 五叶悬钩子 *R. quinquefoliolatus*, 绢毛悬钩子 *R. lineatus*, 宜昌悬钩子 *R. ichangensis*, 川莓 *R. setchuenensis*, 三色莓 *R. tricolor*。

#### 2.4.4 穿孔网型(perforate-reticulate)

外壁具穿孔,随穿孔的增多而成细网状。又可分为3个亚型。

(I)穿孔状(perforate):外壁具稀疏、规则或不规则、大小不一的穿孔。包括腺毛莓 *R. adenophorus*, 矮生悬钩子 *R. clivicola*。梨叶悬钩子 *R. prifolius* 较特殊,暂归入此类。

(J)网状(reticulate):外壁穿孔或大或小,但极为密集,连成网状或细网状。包括粉枝莓 *R. biflorus*, 托叶悬钩子 *R. foliaceistipulatus*, 西畴悬钩子 *R. xichouensis*, 莢蒾叶悬钩子 *R. viburnifolius*, 粗叶悬钩子 *R. alceaefolius*, 大乌泡 *R. multibracteatus*, 湖南悬钩子 *R. hunanensis*, 寒莓 *R. buergeri*, 灰毛泡 *R. irenaeus*, 五裂悬钩子 *R. lobatus*, 周毛悬钩

子 *R. amphidasys*, 玉山悬钩子 *R. calycinoides*。

(K)穿孔-网状(perforatere-reticulate):外壁纹饰介于穿孔状和网状之间,即穿孔较多、较密,但未连成网。包括华中悬钩子 *R. cockburnianus*, 蕪帽悬钩子 *R. pileatus*, 西藏悬钩子 *R. tibetanus*, 栽秧泡 *R. ellipticus* var. *obcordatus*, 插田泡 *R. coreanus*, 山莓 *R. corchorifolius*, 光果悬钩子 *R. glabricarpus*, 三花悬钩子 *R. trianthus*, 疏松悬钩子 *R. laxus* 和江西悬钩子 *R. gressittii*。

## 2.5 部分代表性种类的花粉特征

代表性种类的花粉特征见表 1。

## 3 讨 论

悬钩子属是蔷薇科的一个大属,至今已发表的分布在我国的有 202 种 92 变种。据俞德浚等(1985)的观点,我国悬钩子属可划分为 8 组 24 亚组(见表 2)。

本研究所观察的花粉覆盖了除单性莓组(仅一种,兴安悬钩子 *R. chamaemorus* L.)和木莓组的掌叶亚组(仅一种,蛇泡筋 *R. cochinchinensis* Tratt.)以外的其它 7 组 23 亚组,观察到的花粉类型在各组和亚组中的分布情况见表 2。

花粉是植物系统发育中较保守的器官,花粉的变异程度往往标志着该类群的进化水平。悬钩子属花粉的形状、大小、外壁纹饰复杂多样,其变异幅度比蔷薇科的许多属大,表明它可能是蔷薇科中一个较进化的类群。另外,在一些亚组中,有些种的外部形态相当接近,往往给分类带来困难,而根据其花粉形态特征则很容易将其分开,如:白花悬钩子 *R. leucanthus*, 小柱悬钩子 *R. columellaris* 和少齿悬钩子 *R. paucidentatus*, 西南悬钩子 *R. assamensis*, 毛莓 *R. chroosepalus*, 楸叶悬钩子 *R. mallotifolius*, 网纹悬钩子 *R. cinclidodictus*, 黄脉莓 *R. xanthoneurus*, 圆锥悬钩子 *R. paniculatus* 和荚蒾叶悬钩子 *R. viburnifolius* 等。这说明悬钩子属的花粉形态特征对该属的系统分类具有一定的参考价值。但是,尽管本研究观察了我国悬钩子属 50% 以上种类的花粉形态,这些种类几乎覆盖了该属的所有组和亚组,但仍然难以找出花粉大小、形状、外壁纹饰的演化规律及其同宏观形态特征间的联系。

从观察结果可看出,在各个类型和亚型的花粉外壁纹饰中,往往包含了宏观形态特征差异很大的数个种类,如脑纹-穿孔类型中的宜昌悬钩子 *R. ichangensis* (图版 V:12,13), 川莓 *R. setchuenensis* (图版 V:10,11), 五叶悬钩子 *R. quinquefoliolatus* (图版 III:5) 和三色莓 *R. tricolor* (图版 IV:16,17); 细网状类型中的托叶悬钩子 *R. foliaceistipulatus* (图版 III:12,13) 和粗叶悬钩子 *R. alceaefolius* (图版 IV:7), 西畴悬钩子 *R. xichouensis* (图版 IV:5,6) 和大乌泡 *R. multibracteatus* (图版 V:20,21) 等。它们在植物外部形态特征上差异却很大,但花粉外壁纹饰却很相似。这种花粉外壁纹饰相同或相似但外部形态差异却十分显著的现象表明了悬钩子属花粉在进化中的保守性。但是,从表 1 也可以看出悬钩子属除悬钩子组和常绿莓组本身只含单一种外,其他各组甚至亚组均具有数种花粉外壁纹饰类型。有些种在植物外部形态上具有较大的相似性,但花粉的外壁纹饰类型却显著不同,如白花悬钩子 *R. leucanthus* (图版 V:14,15) 和小柱悬钩子 *R. columellaris* (图版 II:15,16), 宜昌悬钩子 *R. ichangensis* (图版 V:12,13) 和耳叶悬钩子 *R. latoauriculatus* (图版 V:18,19),

表 1 中国悬钩子  
Table 1 Characteristics of pollen

组或亚组 Sect. or subsect.	种类 Species	凭证标本 Voucher	图版 Plate	赤道观 Equatorial view	极面观 Polar view	大小 Size( $\mu\text{m}$ )
圆锥序亚组 Subsect. <i>Thyrsoideae</i>	华中悬钩子 <i>R. cockburnianus</i> Hemsl.	Sichuan(四川), Maoxian (茂县), Z. He (何铸) 113478(SZ)	I : 1	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	21.8 × 18.3 P/E = 1.11
	拟复盆子 <i>R. idaopsis</i> Focke	Sichuan(四川), Emei Mt.(峨眉山), S. Z. Yu (余师珍) 189327(SZ)	I : 2, 3	近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	21.8 × 17.6 P/E = 1.14
伞房序亚组 Subsect. <i>Idaeanthi</i>	红泡刺藤 <i>R. niveus</i> Thunb.	Sichuan(四川), Pingwu(平 武), Q. Y. Huang(黄清源) et al. 006970 (CDBI)	I : 4, 5	近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	23.0 × 18.9 P/E = 1.22
	复盆子 <i>R. idaeus</i> L.	Hebei(河北), Xiaowutai Mt.(小五台山), s. coll. (采集人不详) 612612(PE)	I : 6, 7	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	33.6 × 18.2 P/E = 1.85
	紫色悬钩子 <i>R. irritans</i> Focke	Gansu(甘肃), Shandan (山丹), s. coll. & no. (采集人、采集号不详) (PE)	I : 8	圆球形 spheroidal	圆形 circular	16.0 × 15.6 P/E = 1.03
绒毛果亚组 Subsect. <i>Pileati</i>	紫红悬钩子 <i>R. subinopertus</i> Yü et Lu	Sichuan(四川), Emei Mt.(峨 眉山), K. H. Yang(杨光辉) 54456 (NAS)	I : 9, 10, 11	圆球形 spheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	20.9 × 20.9 P/E = 1.00
绒毛叶亚组 Subsect. <i>Stimulantes</i>	茅莓 <i>R. parifolius</i> L.	Zhejiang*(浙江), H. G. Wang 267273(WUK)	I : 12	圆球形 spheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	27.5 × 26.4 P/E = 1.04
	牯岭悬钩子 <i>R. laulinganus</i> Bailey	Jiangxi(江西), Loushan Mt. (庐山), s. coll.(采集人 不详) 1180059(PE)	I : 13, 14	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	21.3 × 20.1 P/E = 1.06
柔毛叶亚组 Subsect. <i>Pungentes</i>	红花悬钩子 <i>R. inopertus</i> Focke	Sichuan(四川), Nanchuan (南川), Jingfo Mt. (金佛山), s. coll. & no. (采集人、采集号不详) (PE)	I : 15, 16	近球形 subspheroidal	钝三角形 obtuse -triangular	18.0 × 17.2 P/E = 1.05
	秀丽莓 <i>R. amabilis</i> Focke	Shaanxi(陕西), Nanzheng (南郑), s. coll.(采集人 不详) 196831(WUK)	II : 1, 2	长球形 prolate	未见 not observed	18.5 × 13.1 P/E = 1.40
	黄色悬钩子 <i>R. lutescens</i> Franch.	Sichuan(四川), Jiangda (江达县), s. coll.(采集人 不详) (CDBI)	II : 3, 4	长球形 prolate	钝三角形 obtuse -triangular	20.9 × 12.7 P/E = 1.65
	直立悬钩子 <i>R. stans</i> Focke	Yunnan*(云南), s. coll.(采集人不详) 320448(PE)	II : 5, 6	菱形 rhombic	三裂椭圆形 3-lobed -circular	27.1 × 23.0 P/E = 1.18
	细瘦悬钩子 <i>R. macilentus</i> Camb.	Sichuan(四川), Kangding (康定), Z. J. Zhao 0171464 (CDBI)	II : 7, 8	长球形 prolate	三裂椭圆形 3-lobed -elliptical	17.2 × 13.1 P/E = 1.32
	黄果悬钩子 <i>R. xanthocarpus</i> Bureau et Franch.	Shaanxi(陕西), Taibai Mt. (太白山), s. coll.(采集人 不详) 131868(WUK)	II : 9	长球形 prolate	三裂椭圆形 3-lobed -elliptical	18.5 × 12.7 P/E = 1.45

## 属花粉形态特征

morphology of the genus *Rubus* in China

萌发孔特征 Aperture character	外壁纹饰 Exine ornamentation	
	类型 Type	特征 Character
沟长、宽、浅, 沟膜上稀具小瘤; 内孔微小 colpi long, wide and shallow, colpus membrane sparsely tuberculate; ora slightly bulgy	条纹-网状 striate-reticulate	网脊为不明显条纹状, 宽度大于网眼直径, 网眼为圆形或不规则形小穿孔 reticulate; muri bigger than luminae, luminae round or irregular perforations, $0.1 \sim 0.5 \mu\text{m}$ in size
沟宽、较浅、长达两极, 内孔纵长, 轮廓不明显 colpi shallower, wide and long to two poles; ora lorongate, outline obscure	皱波-穿孔状 rugulate-perforate	穴状, 穴小而密, 部分小穴穿孔 small and dense foveolae, with few perforations
沟较窄、较浅, 长达两极, 沟膜上具小瘤; 内孔纵长, 轮廓不明显 colpi narrower, shallower, and rather long to two poles, colpus membrane sparsely tuberculate; ora lorongate, outline obscure.	条纹-穿孔状 striate-perforate	不规则条纹状, 条纹细密, 条纹间具稀疏穿孔 irregularly striate, with few perforations between striae, striae very dense
沟深、宽且长达两极; 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles; ora obscure.	条纹-网状 striate-reticulate	条纹细、稀疏, 网眼为针眼状或圆形小穿孔 ( $0.05 \sim 0.4 \mu\text{m}$ ) striae fine and sparse, luminae needle-like or round perforate( $0.05 \sim 0.4 \mu\text{m}$ )
沟浅、宽, 长几达两极; 沟膜上具小瘤和块状突起, 内孔稍突起 colpi deep, wide and long to two poles; colpus membrane sparsely tuberculate; ora slightly bulgy	条纹状 striate	条纹细密, 条纹间具针眼状密穿孔 finely and densely striate, with dense needle-like perforations between striae
沟浅、宽且长几达两极; 内孔突起 colpi shallow, wide and long nearly to two poles; ora bulgy.	条纹-穿孔状 Striate-perforate	条纹密不规则, 条纹间具圆形小穴和穿孔 striae dense, irregular, with small circular perforations and foveolae between striae
沟浅、窄、长达两极; 内孔横长 colpi shallow, narrow and long to two poles; ora lorongate	条纹-网状 striate-reticulate	条纹细密、不规则, 小穿孔形成网眼, 大小 $0.1 \sim 0.5$ $\mu\text{m}$ ) striae fine, dense and irregular, luminae between striae densely perforate( $0.1 \sim 0.5 \mu\text{m}$ )
沟较浅、宽、长达两极; 内孔突起 colpi shallower, narrower and long to two poles; ora bulgy	条纹状 striate	条纹不规则加宽加厚, 具小针穴 striae irregularly widened and thickened, with needle-like foveolae
沟浅、宽、长达两极; 内孔突起 colpi shallow, wide and long to two poles; ora bulgy	脑纹状 cerebroid	条纹纵横交错, 仿佛脑纹状 striae irregularly crisscross, cerebroid
沟深、宽、长达两极, 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles; ora obscure	皱波-穿孔状 rugulate-perforate	皱波状, 稀具小穴 rugulate, with few foveolae
沟深、宽、长达两极, 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles; ora obscure	皱波-条纹状 rugulate-striate	皱波状, 具不明显条纹 rugulate, with indistinct striae
沟深、宽、长达两极; 内孔突起, 具孔盖 colpi deep, wide and long to two poles; ora bulgy, with opercula	条纹状 striate	条纹密集不规则, 基部宽, 顶部窄, 如山脊, 偶具穿孔 striae dense and irregular, look like ridge of mountains, rarely with micro-perforations
沟较浅、宽、长达两极, 沟膜上具瘤状突起; 内孔不明显 colpi wide and long to two poles, colpus membrane tuberculate; ora obscure	脑纹-穿孔状 cerebroid-perforate	脑纹间具小穿孔 small perforations between cerebroid
沟深、宽、长达两极; 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles; ora obscure	皱波-近光滑状 rugulate-subpsilate	赤道区近光滑, 极区具稀疏小穿孔 sparsely perforate near poles, mostly smooth near equatorial area

组或亚组 Sect. or subsect.	种类 Species	凭证标本 Voucher	图版 Plate	赤道观 Equatorial view	极面观 Polar view	大小 Size( $\mu\text{m}$ )
多心皮亚组 Subsect. <i>Rosaefolii</i>	蓬菜 <i>R. hirsutus</i> Thunb.	Zhejiang(浙江), Tiantai Mt.(天台山), T. Y. Zhou(周太炎) et al. 375988(NAS)	II : 12, 13	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	20.1 $\times$ 19.3 P/E = 1.04
光叶亚组 Subsect. <i>Leucanthi</i>	草果山悬钩子 <i>R. zhaogoshanensis</i> Yü et Lu	Yunnan(云南), Xichou(西畴), S. Z. Wang(王守正), 0026(KUN)	II : 14	近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	21.7 $\times$ 17.2 P/E = 1.26
	少齿悬钩子 <i>R. paucidentatus</i> Yü et Lu	Guizhou*(贵州), Guizhou Group(贵州队) 474991(NAS)	III : 1, 2	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	13.9 $\times$ 10.4 P/E = 1.31
大苞亚组 Subsect. <i>Wushanenses</i>	绵果悬钩子 <i>R. lasiostylus</i> Focke	Shaanxi(陕西), Shiquan(石泉), J. Q. Xing(邢吉庆) 381951(NAS)	III : 3, 4	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	23.4 $\times$ 15.2 P/E = 1.41
短柄亚组 Subsect. <i>Alpestres</i>	五叶悬钩子 <i>R. quinquefoliolatus</i> Yü et Lu	Yunnan(云南), Maguan(马关), Q. A. Wu(武全安) 8180(KUN)	III : 5	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	8.0 $\times$ 19.7 P/E = 1.56
球果亚组 Subsect. <i>corymbosifolii</i>	光果悬钩子 <i>R. glabricarpus</i> Cheng	Fujian(福建), Lieng Feng, H. Migo 230616(NAS)	III : 6	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	13.9 $\times$ 10.3 P/E = 1.36
	掌叶复盆子 <i>R. chingii</i> Hu	Zhejiang(浙江), Tianmu Mt.(天目山), s. coll. & no. (采集人、采集号不详), (PE)	III : 7, 8	近球形 subspheroidal	钝三角形 obtuse -triangular	20.5 $\times$ 18.0 P/E = 1.13
常绿莓组 Sect. <i>Lampobatus</i>	光亮悬钩子 <i>R. lucens</i> Focke	s. loc., coll. & no. (采集地、采集人、采集号不详)(PE)	III : 9	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	17.3 $\times$ 13.9 P/E = 1.40
悬钩子组 Sect. <i>Rubus</i>	欧洲木莓 <i>R. caesius</i> L.	Xinjiang(新疆), Huocheng(霍城), s. coll. (采集人、采集号不详) 674713(PE)	III : 10, 11	超长球形 perprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	38.0 $\times$ 17.1 P/E = 2.22
绢毛亚组 Subsect. <i>Lineati</i>	绢毛悬钩子 <i>R. lineatus</i> Reinw.	Yunnan(云南), Pingbian(屏边), s. coll. (采集人、采集号不详) 64655(PE)		超长球形 perprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	25.8 $\times$ 12.7 P/E = 2.03
托叶亚组 Subsect. <i>Foliaceistipulati</i>	托叶悬钩子 <i>R. foliaceistipulatus</i> Yü et Lu	Yunnan(云南), Tengchong(腾冲), S. G. Wu(武素功) 6932(KUN)	III : 12, 13	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	25.3 $\times$ 22.6 P/E = 1.12
梨叶亚组 Subsect. <i>Pirifolii</i>	梨叶悬钩子 <i>R. pirifolius</i> Smith	Guangdong(广东), Huaxian(花县), C. Huang(黄成) 164673(KUN)	III : 14, 15	近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	26.4 $\times$ 22.6 P/E = 1.17
尖叶亚组 Subsect. <i>Acuminati</i>	疏松悬钩子 <i>R. laxus</i> Focke	Yunnan(云南), Jinghong(景洪), Q. W. Wang(王启无), 75838(KUN)	IV : 2	近长球形 subprolate	钝三角形 obtuse -triangular	22.1 $\times$ 19.3 P/E = 1.15
	高粱泡 <i>R. lambertianus</i> Ser.	Sichuan(四川), Emei Mt.(峨眉山), K. C. Kun(关克俭) et al. 88537(CDBI)	IV : 3, 4	长球形 prolate	钝三角形 obtuse -triangular	24.2 $\times$ 13.1 P/E = 1.84
长叶亚组 Subsect. <i>Dolichophylli</i>	西畴悬钩子 <i>R. xichouensis</i> Yü et Lu	Yunnan(云南), Xichou(西畴), Q. A. Wu(武全安), 8069(KUN)	IV : 5, 6	圆球形 spheroidal	钝三角形 obtuse -triangular	25.3 $\times$ 25.3 P/E = 1.00

Table 1 (Continued)

萌发孔特征 Aperture character	外壁纹饰 Exine ornamentation	
	类型 Type	特征 Character
沟宽、深、长达两极; 内孔不明显 colpi wide, deep and long to two poles; ora obscure	条纹状 striate	条纹不规则加宽使相邻条纹间断性合并 neighbouring striae discontinuously combined because of irregularly widening
沟较浅, 较窄, 长达两极, 沟膜上具瘤状小突起; 内孔不明显 colpi shallower, narrower and long to two poles, colpus membrane tuberculate; ora obscure	条纹状 striate	不规则条纹状; 赤道区条纹几乎被一些瘤状物覆盖 striate irregularly, striae in equatorial area mostly covered by verrucae
沟深、宽、长几达两极; 内孔横长, 具孔盖 colpi deep, wide and long nearly to two poles; ora lalongate with opercula	脑纹状 cerebroid	粗脑纹状 thickly cerebroid
沟深、宽、长几达两极, 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles, ora obscure	脑纹-穿孔状 cerebroid-perforate	粗脑纹状, 具少数针孔 thickly cerebroid, with few needle-like perforations
沟深、宽、长几达两极, 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles, ora obscure	脑纹-穿孔状 cerebroid-perforate	脑纹状, 具圆形小穿孔 cerebroid, with small and round perforations
沟深、宽、长达两极; 具孔盖 colpi deep, wide and long to two poles; with opercula	穿孔-网状 perforate-reticulate	穴网状 foveolae-reticulate
沟浅、窄、长达两极, 沟膜具瘤状突起; 内孔圆形、突起 colpi shallow, narrow and long to two poles, colpus membrane tuberculate; ora round, bulgy	条纹状 striate	细条纹状, 条纹不规则加宽 finely striate, striae irregularly widened
沟较窄、较浅、长达两极; 内孔不明显 colpi shallower, narrower and long to two poles; ora obscure	条纹-穿孔状 striate-perforate	条纹密, 不规则, 条纹间具有圆形小穿孔, 极面具突起的棱 striae dense, irregular, with small and round perforations between striae, with bulged ridges in polar area
沟较窄、较浅、长达两极; 内孔不明显 colpi shallower, narrower and long to two poles; ora obscure	条纹-网状 striate-reticulate	赤道区条纹稀疏, 极区密集; 圆形小穿孔密集似细网状 striae sparse in equatorial area and dense in polar area, luminae perforate (0.05 ~ 0.2 $\mu\text{m}$ )
沟深、宽、长几达两极; 内孔明显 colpi deep, wide and long to two poles, ora obscure	脑纹-穿孔状 cerebroid-perforate	脑纹状, 具小穿孔 cerebroid, with sparse micro-perforations
沟宽、较浅、较短; 内孔突起, 具孔盖 colpi wide, shallower and shorter; ora bulge, with opercula	网状 reticulate	细网状, 网眼为针孔, 极细密, 部分网胞突起 finely and densely reticulate, lumina rather densely and needle-likely perforate, a few brochus bulge.
沟较浅、窄、短; 沟膜具较多颗粒状物, 内孔不明显 colpi shallow, narrow and short, colpus membrane granulate; ora obscure	穿孔状 perforate	粗网状, 具不规则小穴或穿孔, 穴内有时具颗粒状物 thickly reticulate, with irregular foveolae or perforations, granules in few foveolae
沟较宽、较浅、较短; 内孔突起, 具孔盖 colpi wider, shallower and shorter; ora bulgy, with opercula	穿孔-网状 perforate-reticulate	网脊宽度比网眼直径大, 网眼不规则, 赤道区为稀疏穿孔状 muri rather bigger than irregular luminae, with sparse perforations in equatorial area
沟较浅、较窄、长几达两极, 沟膜具小瘤; 内孔不明显 colpi shallower, narrower and long nearly to two poles, colpus membrane tuberculate; ora obscure	条纹-穿孔状 striate-perforate	条纹密集, 不规则, 条纹间具稀疏小圆穿孔, 萌发沟处具小瘤 with small and round perforations between dense and irregular striae, tuberculate near colpi
沟浅、窄、长几达两极; 内孔横长, 椭圆形、突起 colpi shallow, narrow and long nearly to two poles; ora lalongate, elliptic, bulgy	网状 reticulate	网胞突起, 网眼细密不规则, 有时一个网眼中有 2~5 个小穿孔 brochus distinctly bulge, luminae irregular, fine and dense, 2~5 micro-perforations in a few luminae



组或亚组 Sect. or subsect.	种类 Species	凭证标本 Voucher	图版 Plate	赤道观 Equatorial view	极面观 Polar view	大小 Size( $\mu\text{m}$ )
长序亚组 Subsect. <i>Elongati</i>	菱莼叶悬钩子 <i>R. viburnifolius</i> Focke	Yunnan(云南), Lüchun (绿春), Lüchun Group (绿春队) 128 (KUN)	IV: 1	长球形-菱形 prolate -rhombic	三裂圆形 3-lobed -circular	27.1 $\times$ 20.5 P/E = 1.32
	绿春悬钩子 <i>R. lüchunensis</i> Yü et Lu	Yunnan(云南), Lüchun (绿春), Lüchun Group (绿春队) 863 (KUN)	IV: 16, 17	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	23.4 $\times$ 14.4 P/E = 1.63
锦葵叶亚组 Subsect. <i>Mokuccani</i>	粗叶悬钩子 <i>R. alceaefolius</i> Poir.	Guizhou(贵州), Dushan (独山), s. coll.(采集 人不详) 335033 (PE)	IV: 7	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	28.6 $\times$ 27.0 P/E = 1.06
	寒莓 <i>R. buergeri</i> Miq.	Zhejiang(浙江), Hangzhou (杭州), s. coll.(采集 人不详) 678442 (PE)		近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	40.7 $\times$ 34.0 P/E = 1.20
锈叶亚组 Subsect. <i>Fuscifolii</i>	锈毛莓 <i>R. reflexus</i> Ker.	s. loc., coll. & no (采集地、采集人、采集号 不详), (SZ)	IV: 8, 9	长球形 prolate	钝三角形 obtuse -triangular	29.5 $\times$ 19.3 P/E = 1.53
巨托亚组 Subsect. <i>Stipulosi</i>	奕武悬钩子 <i>R. yiwuensis</i> Fang	Sichuan(四川), Emei Mt. (峨眉山), s. coll. (采集人不详) 249410 (PE)	IV: 10, 11	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	18.9 $\times$ 17.6 P/E = 1.07
	灰毛泡 <i>R. irenaeus</i> Focke	Sichuan(四川), Nanchuan (南川), s. coll. (采集人不详) 535129 (PE)		长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	33.6 $\times$ 19.3 P/E = 1.74
总序亚组 Subsect. <i>Saxostyli</i>	鸡爪茶 <i>R. heiryi</i> Hemsl. et Ktze.	Hubei(湖北), Hefeng(鹤峰), s. coll.(采集人不详) 0870690 (PE)	IV: 12	菱形 rhombic	三裂圆形 3-lobed -circular	23.7 $\times$ 27.5 P/E = 1.16
	早花悬钩子 <i>R. preptanthus</i> Focke	Sichuan(四川), Mabian (马边), X. L. Sun (孙祥麟) 484615 (NAS)	IV: 13	近长球形 subprolate	三裂圆形 3-lobed -circular	24.2 $\times$ 20.9 P/E = 1.16
蒲桃叶亚组 Subsect. <i>Jambosoides</i>	蒲桃叶悬钩子 <i>R. jambosoides</i> Hance	Guangdong(广东), Luofu Mt. (罗浮山), s. coll. (采集人不详) 511658 (PE)	IV: 14, 15	近球形 subspheroidal		16.8 $\times$ 15.2 P/E = 1.11
刺毛莓组 Subsect. <i>Dalibardastrum</i>	三色莓 <i>R. tricolor</i> Focke	Sichuan(四川), Hanyuan (汉源), s. coll. (采集人不详) 0608713 (PE)	IV: 16, 17	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	25.0 $\times$ 19.3 P/E = 1.30
	周毛悬钩子 <i>R. amphidasys</i> Focke ex Diels	Sichuan(四川), Ebian (峨边), s. coll. (采集人不详) 219433 (PE)	V: 1, 2	近球形 subspheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	33.0 $\times$ 28.1 P/E = 1.18
矮生莓组 Sect. <i>Chamaebatus</i>	齿萼悬钩子 <i>R. calycinus</i> Wall. ex D. Don	Yunnan(云南), Longchuan (陇川), Y. Y. Hu (胡月英), HR630086 (KUN)	V: 3, 4	圆球形 spheroidal	三裂圆形 3-lobed -circular	26.4 $\times$ 26.4 P/E = 1.00
	黄泡 <i>R. pectinellus</i> Maxim.	Yunnan*(云南), s. coll. & no. (采集人、采集号不详), (PE)	V: 5, 6	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	28.7 $\times$ 21.3 P/E = 1.34
葡萄莓组 Sect. <i>Cylactis</i>	北悬钩子 <i>R. arcticus</i> L.	Jilin(吉林), Antu(安图), s. coll.(采集人不详) 289240 (PE)	V: 7	长球形 prolate	三裂椭圆形 3-lobed -elliptical	19.7 $\times$ 14.4 P/E = 1.37
	矮生悬钩子 <i>R. clivicola</i> Walker	Yunnan*(云南), s. coll.(采集人不详) 349529 (PE)	V: 8, 9	长球形 prolate	三裂圆形 3-lobed -circular	35.2 $\times$ 22.0 P/E = 1.55

\* Without precise locality. (具体地址不详)

Table 1 (Continued)

萌发孔特征 Aperture character	外壁纹饰 Exine ornamentation	
	类型 Type	特征 Character
沟较窄、较浅、长几达两极; 内孔突起 colpi shallow, narrow and long nearly to two poles; ora bulgy	网状 reticulate	网眼为圆形或椭圆形穿孔( $0.1 \sim 0.3 \mu\text{m}$ ), 大小几 与网脊宽度相等, 极区网眼多为穴状而未穿孔 luminae round or elliptic perforate( $0.1 \sim 0.3 \mu\text{m}$ ), and mostly equal muri. luminae near polar foveolae
沟宽、浅、长达两极, 沟膜瘤状突起; 内孔不明显 colpi wide and shallow and long to two poles, colpus membrane tuberculate; ora obscure	条纹状 striate	条纹短、粗、刀片状, 排列较整齐 striae short, thick, blade-like and regular
沟窄、浅、长达两极, 沟膜上具瘤状突起 colpi narrow, shallow and long to two poles, colpus membrane tuberculate	网状 reticulate	网眼为极细密的小针孔, 网脊稍突起 luminae needle-likely perforate, dense; muri slightly bulge
沟宽、深、长几达两极; 内孔不明显 colpi wide, deep and long nearly to two poles; ora obscure	网状 reticulate	网脊大于网眼, 网眼大小 $0.1 \sim 0.2 \mu\text{m}$ muri bigger than luminae, luminae $0.1 \sim 0.2 \mu\text{m}$ in size
沟宽、深、长几达两极; 内孔横长 colpi wide, deep and long to two poles, ora lalongate	皱波-近光滑状 rugulate-subpsilate	小瘤状-近光滑 densely small verrucate-subpsilate
沟深、宽、长几达两极; 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles, ora obscure	皱波-穿孔状 rugulate-perforate	皱波状, 具小穴 rugulate, with many small foveolae
沟深、宽、长几达两极; 内孔不明显 colpi deep, wide and long to two poles, ora obscure	网状 reticulate	网眼为细密小针孔, 部分网胞突起 luminae densely perforate, a few brochus bulge
沟浅、宽、长达两极; 内孔圆形, 突起, 具孔盖 colpi shallow, wide and long to two poles, ora round, bulgy, with opercula	皱波-穿孔状 rugulae-perforate	皱波状, 具小圆穿孔 rugulate, with many micro-perforations
沟浅, 宽, 长达两极, 沟膜瘤状突起; 内孔微突、椭圆形、纵长 colpi shallow, wide, long to two poles, colpus membrane tuberculate; elliptic ora slightly bulgy, lalongate	条纹-穿孔状 striate-perforate	条纹条纹间具小穴 irregularly striate, with very densely foveolae
沟深、宽、长几达两极; 内孔突起, 圆形 colpi deep, wide and long to two poles; ora round, bulgy	皱波-近光滑状 rugulate-subpsilate	外壁近光滑 exine nearly smooth
沟深、宽、长达两极, 沟膜瘤状突起 colpi deep, wide and long to two poles, colpus membrane tuberculate	脑纹-穿孔状 cerebroid-perforate	粗脑纹, 具密穿孔, 极区为稀疏穿孔 cerebroid with dense perforations, perforate in polar area
沟宽、深、长达两极, 合沟; 内孔不明显 colpi wide, deep, long to two poles, syncolpate; ora obscure	网状 reticulate	网脊宽度大于网眼, 网眼直径 $0.1 \sim 0.2 \mu\text{m}$ muri rather bigger than luminae, luminae diameter $0.1 \sim 0.2 \mu\text{m}$
沟浅、窄、长达两极, 沟膜瘤状突起; 内孔圆形突起 colpi shallow, narrow and long to two poles, colpus membrane tuberculate; ora round, bulgy	条纹-穿孔状 striate-perforate	条纹细密, 条纹间具圆形小穿孔 striae fine and dense, with round and small perforations
沟宽、短、深; 内孔不明显 colpi wide, short and deep; ora obscure	条纹-网状 strate-reticulate	条纹粗, 刀片状, 排列规则, 网眼为圆形小穿孔( $0.1 \sim 0.2 \mu\text{m}$ ) striae thick, blade-like and regular, luminae round perforate
沟窄、深、长几达两极; 内孔不明显 colpi shallow, deep and long to two poles; ora obscure	皱波-条纹状 rugulate-striate	条纹不明显, 条纹间偶具小针孔; 局部光滑 striae indistinct, with micro-perforations, some area psilate
沟窄、深、长几达两极; 内孔不明显 colpi shallow, deep, long to two poles; ora obscure	穿孔状 perforate	稀疏不规则穿孔 sparsely and irregularly perforate

表 2 各种花粉外壁纹饰类型在悬钩子属各组、亚组中的分布(表中数字示种数)

Table 2 The number of *Rubus* species with various ornamentation types of the exine  
(The digits in the table show the number of species)

[illegible]

组和亚组 Sect. and subsect.	皱波型 Rugulate			条纹型 Striate			脑纹型 Cerebroid		穿孔网型 Perforate-reticulate		
	皱波 -近光滑状 Rugulate -subsillate	皱波 -穿孔状 Rugulate -perforate	皱波 -条纹状 Rugulate -striate	条纹 状 Striate	条纹 -穿孔状 Striate -perforate	条纹 -网状 Striate -reticulate	脑纹状 Cerebroid	脑纹 -穿孔状 Cerebroid -perforate	穿孔状 Perforate	穿孔 -网状 Perforate -reticulate	网状 Reticulate
(14)托叶亚组 Subsect. <i>Foliaceistipulati</i>											1
(15)梨叶亚组 Subsect. <i>Pirifolii</i>									1		
(16)尖叶亚组 Subsect. <i>Acuminati</i>		1				1 2				1	
(17)长叶亚组 Subsect. <i>Dolichophylli</i>			1			1		1			1
(18)长序亚组 Subsect. <i>Elongati</i>		1		3	3						1
(19)锦葵叶亚组 Subsect. <i>Moluccani</i>	2					1		1			4
(20)锈叶亚组 Subsect. <i>Fuscifolii</i>	1		1			1					
(21)巨托亚组 Subsect. <i>Stipulosi</i>		3									1
(22)总序亚组 Subsect. <i>Saxostyli</i>		1				2	1			1	
(23)单花亚组 Subsect. <i>Metoenses</i>	1										
(24)蒲桃叶亚组 Subsect. <i>Jambosoides</i>	1										
5. 刺毛莓组 Sect. <i>Dalibardastrum</i>				1	1			1			2
6. 矮生莓组 Sect. <i>Chamaebatus</i>					2	1					1
7. 匍匐莓组 Sect. <i>Cylactis</i>			1		1				1		
8. 单性莓组 Sect. <i>Chamamoros</i>											
总计 Total	8	12	6	14	18	9	4	7	3	10	12

毛莓 *R. chroosepalus* (图版 V: 16) 和网纹悬钩子 *R. cinclidodictrys* (图版 V: 17) 等等。这说明在一些情况下悬钩子属植物外部形态的分化比花粉外壁的分化还保守。

由于在一个组或亚组内花粉形态特征差异很大, 所以很难说某一个种是否具有代表性。不仅如此, 有一些问题尚需进一步讨论。例如对花粉形态的演化趋势, 人们现在较为

公认的是由大到小、由其他形状到圆球形、外壁纹饰由简单到复杂。假如遵循这一“规律”,因为木莓组、刺毛莓组、矮生莓组的花粉在平均水平上比空心莓组、常绿莓组、匍匐莓组大,则意味着前三者(单叶类)比后三者(复叶类)原始。这同陆玲娣(1983)的观点相反。她认为在悬钩子属中叶的演化趋势是由羽状复叶向掌状复叶直到单叶。在外壁纹饰上,空心莓组几乎所有被观察的草本或半草本类型均为最简单的皱波-近光滑型,草本类的匍匐莓组的三个种的外壁纹饰也是本研究中所观察到的较简单的类型。这预示着悬钩子属中草本可能比木本原始,这一结论又同植物学上公认的草本比木本进化的观点相反。

从整个实验过程来看,由于花粉全部是采自于腊叶标本,尽管采样时严格坚持同一标准,但仍很难保证所有样品的花粉均处在同一成熟度上。另外,部分类群的不育花粉也给分析带来了一些困难。这些也许或多或少会给观察结果及分析带来影响,使问题更加复杂化。

从以上分析来看,为了阐释悬钩子属花粉形态特征在系统发育中的规律,并合理的解释以上矛盾,对该属的花粉形态特征仍需继续掌握更多的信息。笔者认为,今后应在以下几个方面进行更为全面和深入的观察研究:(1)对更多的种类进行观察;(2)检查悬钩子属是否在种内也存在花粉形态特征的多样性;(3)检查悬钩子属花粉在不同的发育阶段是否存在形态特征的多样性;(4)对一些关键性的类群有必要进行花粉透射电镜的观察。

中国悬钩子属植物的花粉在形状、大小和外壁纹饰上变异繁多,从孢粉学上说明了该属在系统演化上的多样性。悬钩子属的花粉形态特征对该属的系统分类有一定的参考价值,但要合理的阐释其系统发育意义,仍需进行更全面和更深层次的观察研究,积累更多的信息。

### 参 考 文 献

- 中国科学院植物研究所形态室孢粉组, 1960. 中国植物花粉形态(第一版). 北京: 科学出版社
- Chen S-F(陈少凤), Ye J-X(叶居新), Zhu X-L(朱祥玲) *et al.*, 1996. Pollen morphology of some *Rubus* species. *Bull Bot Res*(植物研究), 16(4): 463 ~ 466
- Erdtman G, translated by Wang F-X, Qian N-F(王伏雄和钱南芬译), 1962. Pollen Morphology and Plant Taxonomy — Angiosperms. Beijing: Science Press
- Li C-L(李朝奎), 1990. A new pollen type — *Woronowia* pollen type in Rosaceae and its systematic significance. *Chinese J Bot*, 2(2): 150 ~ 153
- Lu L-T(陆玲娣), Li C-L(李朝奎), Li G(李刚), 1990. Pollen morphology of *Photinia* (Rosaceae) and its systematic significance. *Cathaya*, 2: 127 ~ 138
- Lu L-T(陆玲娣), 1983. A study on the genus *Rubus* of China. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 21(1): 13 ~ 25
- Shu Pu(舒璞), 1987. Pollen morphology of *Dioscorea* in China. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), 25(5): 357 ~ 365
- Wang F-X(王伏雄), Qian N-F(钱南芬), Zhang Y-L(张玉龙) *et al.*, 1995. Pollen Flora of China(2nd edition). Beijing: Science Press. 3 ~ 10
- Walker J W, Doyle J A, 1975. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. *Ann MO Bot Gard*, 63(3): 664 ~ 723
- Walker J W, 1976. The evolutionary significance of the exine. In: Ferguson I K & Muler J ed. International Symposium on the Evolutionary Significance of the Exine. New York: Academic Press. 251 ~ 308
- Yu T-T(俞德浚), Lu L-T(陆玲娣), Ku T-C(谷粹芝) *et al.*, 1985. Rosaceae. In: *Fl Reip Pop Sin*(中国植物志). Tomus 37. Beijing: Science Press. 42 ~ 515

- Zhang J-T(张金谈), Wang P-L(王萍莉), Hao H-P(郝海平) *et al.*, 1990. Applied Study of Modern Pollen. Beijing: Science Press
- Zhang M-L(张明理), Tian X-Y(田希娅), Ning J-C(宁建长), 1996. Pollen morphology and its taxonomic significance of *Caragana* Fabr. (Fabaceae) from China. Acta Phytotax Sin (植物分类学报), 34(4): 397 ~ 409

### 图版说明 Explanation of plates

**Plate I** 1. *R. cockburnianus* (华中悬钩子) ( $\times 4000$ ); 2, 3. *R. idaeopsis* (拟复盆子) ( $2. \times 4000$ ;  $3. \times 7000$ ); 4, 5. *R. niveus* (红泡刺藤) ( $4. \times 4000$ ;  $5. \times 10000$ ); 6, 7. *R. idaeus* (复盆子) ( $6. \times 4000$ ;  $7. \times 10000$ ); 8. *R. irritans* (紫色悬钩子) ( $\times 4000$ ); 9, 10, 11. *R. subinopertus* (紫红悬钩子) ( $10. \times 4000$ ;  $9. \times 7000$ ;  $11. \times 10000$ ); 12. *R. parvifolius* (茅莓) ( $\times 10000$ ); 13, 14. *R. kulinganus* (牯岭悬钩子) ( $13. \times 4000$ ;  $14. \times 10000$ ); 15, 16. *R. inopertus* (红花悬钩子) ( $15. \times 4000$ ;  $16. \times 10000$ )

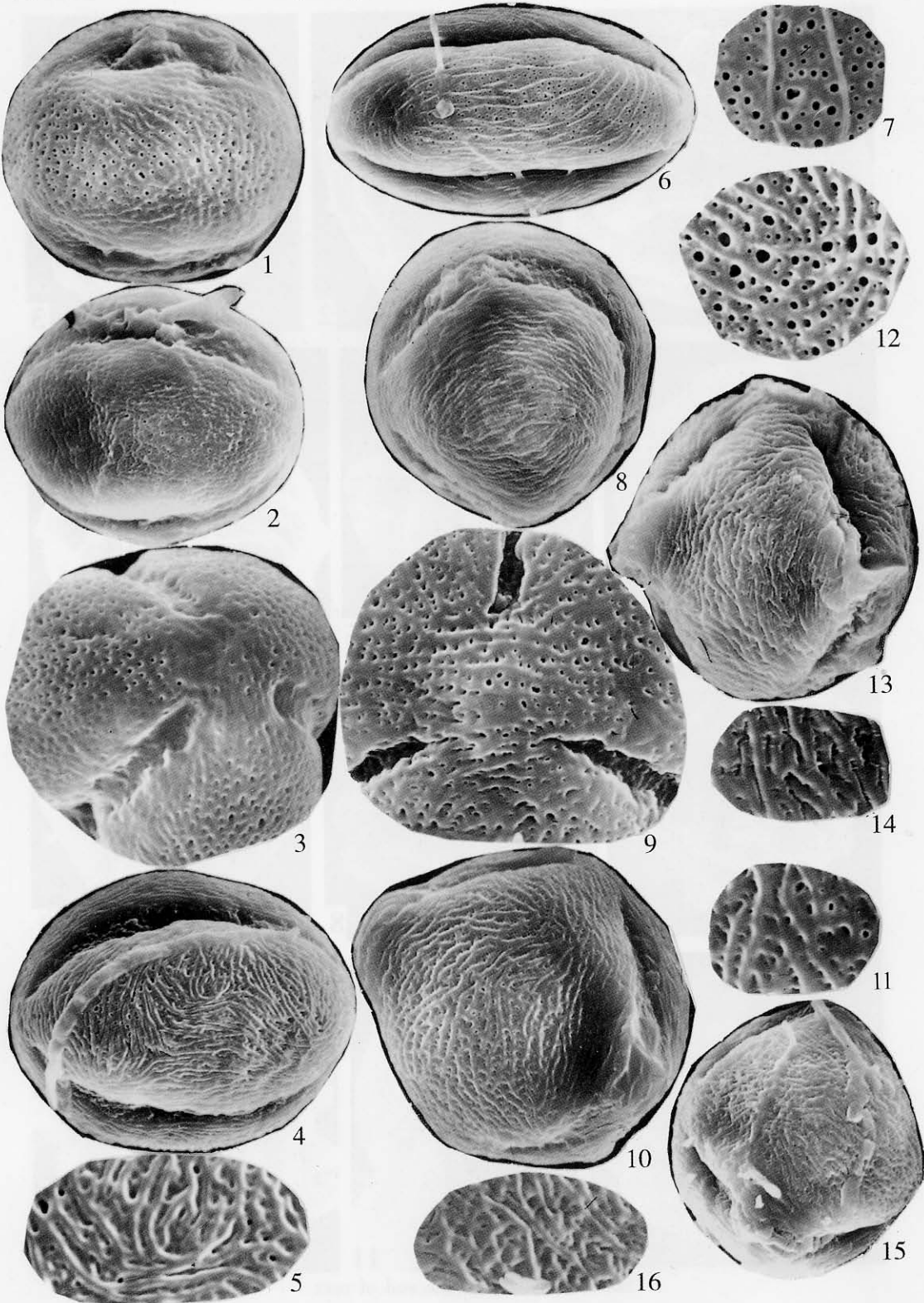
**Plate II** 1, 2. *R. amabilis* (秀丽莓) ( $1. \times 4000$ ;  $2. \times 10000$ ); 3, 4. *R. lutescens* (黄色悬钩子) ( $3. \times 4000$ ;  $4. \times 7000$ ); 5, 6. *R. ichangensis* (直立悬钩子) ( $5. \times 4000$ ;  $6. \times 10000$ ); 7, 8. *R. macilentus* (细瘦悬钩子) ( $7. \times 4000$ ;  $8. \times 10000$ ); 9. *R. xanthocarpus* (黄果悬钩子) ( $\times 4000$ ); 10, 11. *R. subcoreanus* (柱序悬钩子) ( $10. \times 4000$ ;  $11. \times 10000$ ); 12, 13. *R. hirsutus* (蓬菜) ( $12. \times 4000$ ;  $13. \times 10000$ ); 14. *R. zhaogoshanensis* (草果山悬钩子) ( $\times 4000$ ); 15, 16. *R. columellaris* (小柱悬钩子) ( $15. \times 4000$ ;  $16. \times 10000$ )

**Plate III** 1, 2. *R. paucidentatus* (少齿悬钩子) ( $1. \times 4000$ ;  $2. \times 10000$ ); 3, 4. *R. lasiostylus* (绵果悬钩子) ( $3. \times 4000$ ;  $4. \times 10000$ ); 5. *R. quinquefoliolatus* (五叶悬钩子) ( $\times 7000$ ); 6. *R. glabricarpus* (光果悬钩子) ( $\times 4000$ ); 7, 8. *R. chungii* (掌叶复盆子) ( $8. \times 4000$ ;  $7. \times 10000$ ); 9. *R. lucens* (光亮悬钩子) ( $\times 7000$ ); 10, 11. *R. caesius* (欧洲木莓) ( $10. \times 3000$ ;  $11. \times 10000$ ); 12, 13. *R. foliaceistipulatus* (托叶悬钩子) ( $12. \times 3000$ ;  $13. \times 10000$ ); 14, 15. *R. pirifolius* (梨叶悬钩子) ( $14. \times 3000$ ;  $15. \times 10000$ ); 16, 17. *R. litchunensis* (绿春悬钩子) ( $16. \times 4000$ ;  $17. \times 10000$ )

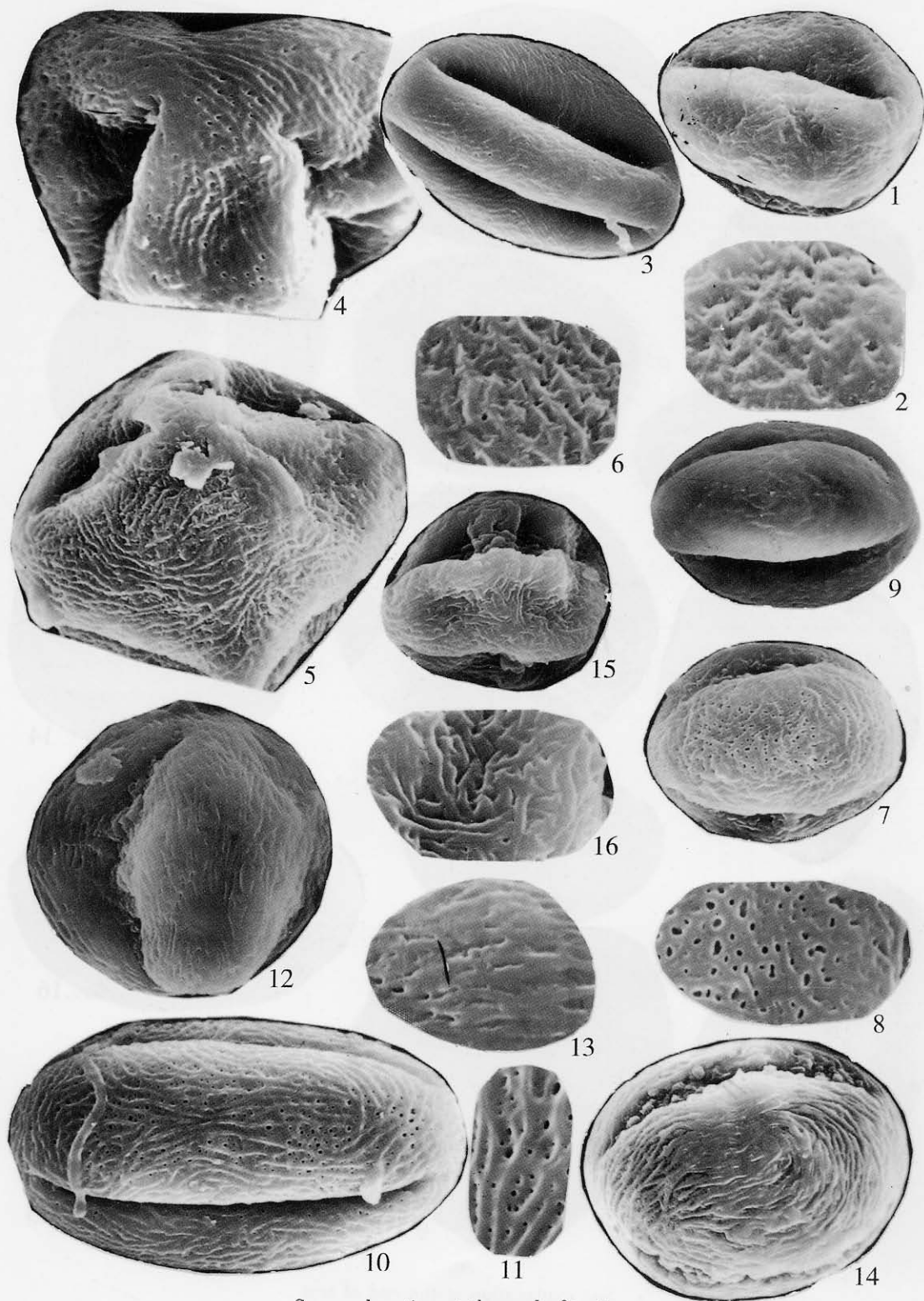
**Plate IV** 1. *R. viburnifolius* (荚蒾叶悬钩子) ( $\times 4000$ ); 2. *R. laxus* (疏松悬钩子) ( $\times 4000$ ); 3, 4. *R. lambertianus* (高粱泡) ( $3. \times 4000$ ;  $4. \times 10000$ ); 5, 6. (西畴悬钩子) *R. xichouensis* ( $5. \times 4000$ ;  $6. \times 10000$ ); 7. *R. alceaefolius* (粗叶悬钩子) ( $\times 3000$ ); 8, 9. *R. reflexus* (锈毛莓) ( $8. \times 4000$ ;  $9. \times 10000$ ); 10, 11. *R. yiwuanus* (奕武悬钩子) ( $10. \times 4000$ ;  $11. \times 10000$ ); 12. *R. henryi* (鸡爪茶) ( $\times 3000$ ); 13. *R. preptanthus* (早花悬钩子) ( $\times 4000$ ); 14, 15. *R. jambosoides* (蒲桃叶悬钩子) ( $14. \times 4000$ ;  $15. \times 10000$ ); 16, 17. *R. tricolor* (三色莓) ( $16. \times 4000$ ;  $17. \times 10000$ )

**Plate V** 1, 2. *R. amphidasys* (周毛悬钩子) ( $1. \times 3000$ ;  $2. \times 10000$ ); 3, 4. *R. calycinus* (齿萼悬钩子) ( $3. \times 3000$ ;  $4. \times 10000$ ); 5, 6. *R. pectinellus* (黄泡) ( $5. \times 4000$ ;  $6. \times 10000$ ); 7. *R. arcticus* (北悬钩子) ( $\times 4000$ ); 8, 9. *R. clivicola* (矮生悬钩子) ( $8. \times 3000$ ;  $9. \times 10000$ ); 10, 11. *R. sichuenensis* (川莓) ( $10. \times 4000$ ;  $11. \times 10000$ ); 12, 13. *R. ichangensis* (宜昌悬钩子) ( $12. \times 4000$ ;  $13. \times 10000$ ); 14, 15. *R. leucanthus* (白花悬钩子) ( $14. \times 4000$ ;  $15. \times 10000$ ); 16. *R. chroosepalus* (毛萼莓) ( $\times 4000$ ); 17. *R. cinclidodictyus* (网纹悬钩子) ( $\times 3000$ ); 18, 19. *R. latoauriculatus* (耳叶悬钩子) ( $18. \times 4000$ ;  $19. \times 10000$ ); 20, 21. *R. multibracteatus* (大乌泡) ( $20. \times 4000$ ;  $21. \times 10000$ )

(责任编辑 汪桂芳)

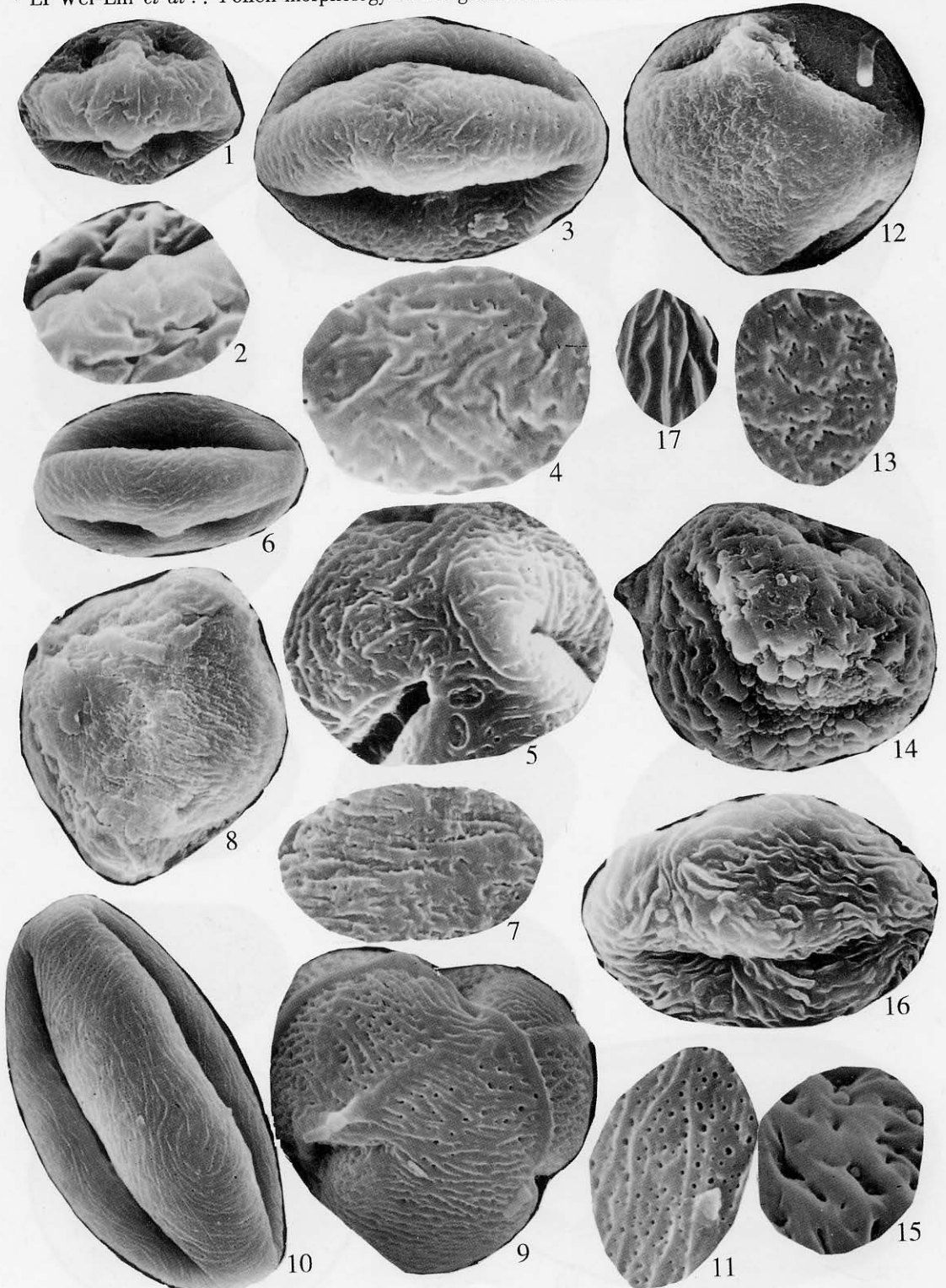


See explanation at the end of text

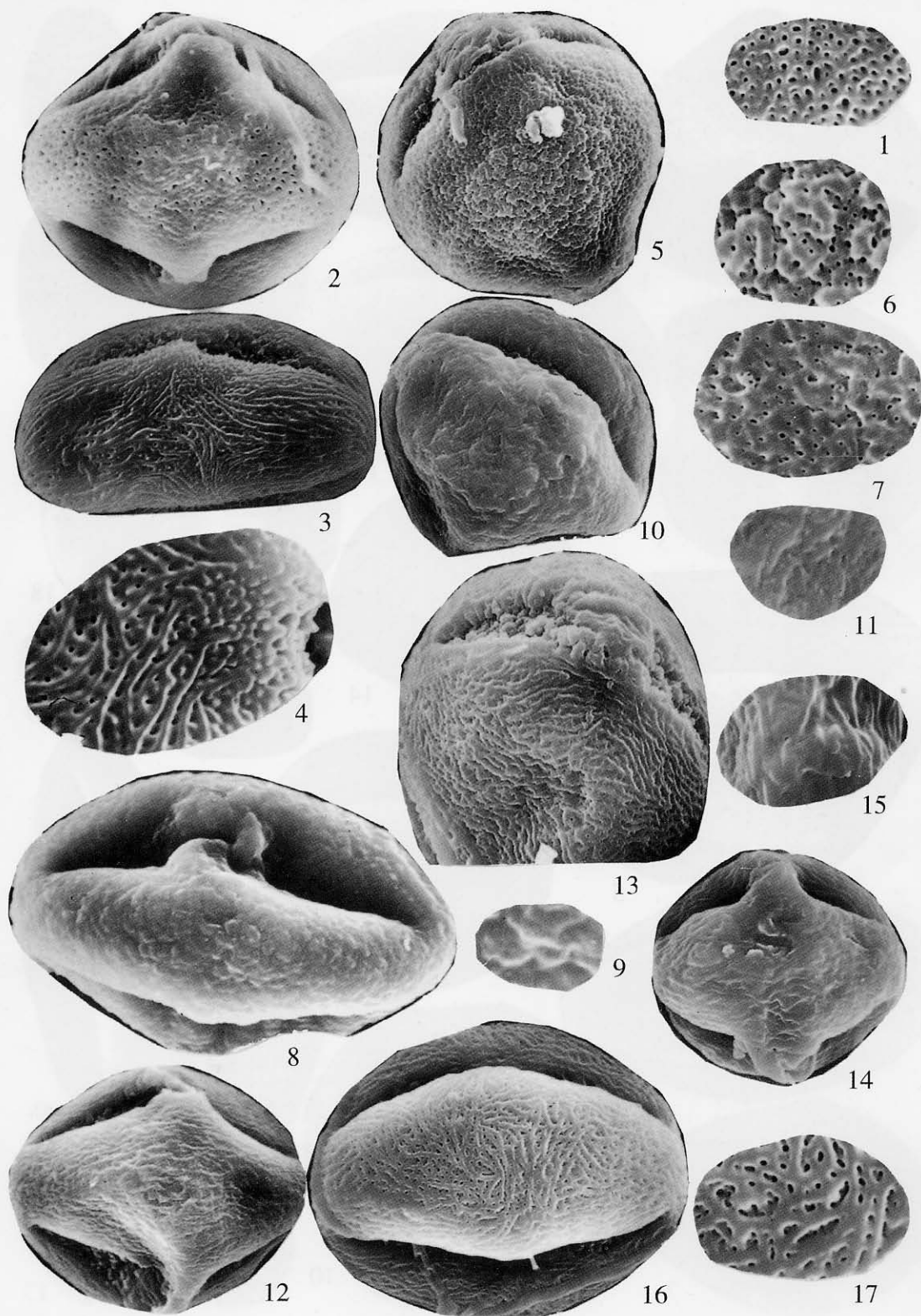


See explanation at the end of text

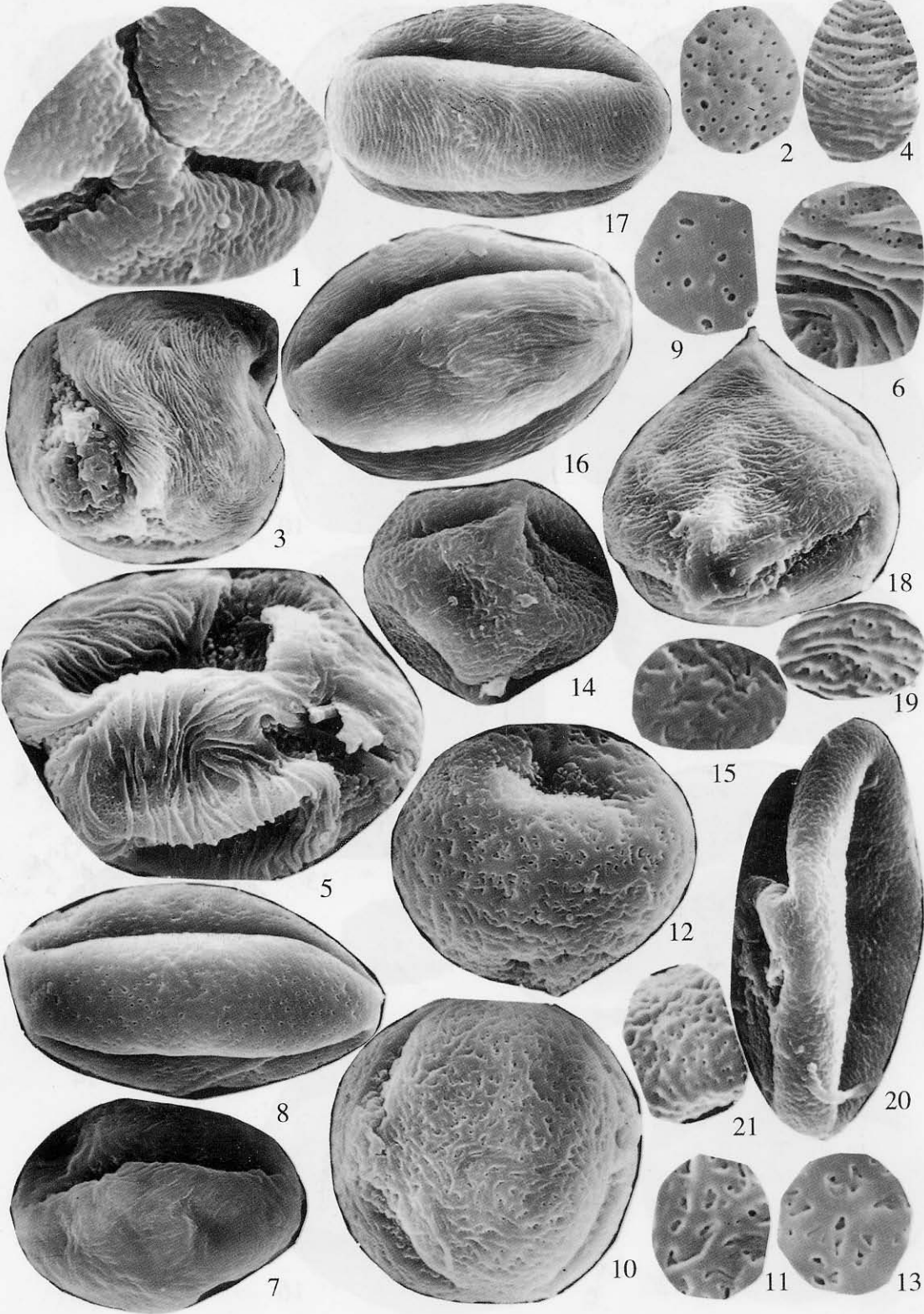




See explanation at the end of text



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text